

Essai de comparaison entre l'architecture des coraux et celle des végétaux

par Jean-Marc DAUGET

Résumé. — Dans le cadre d'une réflexion sur la forme des organismes vivants, nous avons utilisé les méthodes architecturales pour aborder la comparaison entre les coraux et les végétaux. Ceci nous a permis de mettre en évidence, au-delà des simples ressemblances constatées depuis longtemps entre ces deux groupes, plusieurs modes de croissance véritablement communs : 1) la production d'axes et de systèmes d'axes ramifiés ; 2) l'organisation de ces derniers suivant des modèles de croissance identiques ou partiellement identiques ; 3) la réitération du modèle architectural, soit à la suite d'un traumatisme, soit dans le cours normal de la croissance ; 4) des variations physiognomiques liées aux fluctuations du milieu. Les méthodes architecturales apparaissent bien adaptées à l'étude des systèmes d'axes en général et pourraient s'étendre à d'autres groupes d'invertébrés marins coloniaux fixés.

Abstract. — *Essay of comparison between corals and plants architecture.* Within the framework of a reflection on the form of living organisms, we used the architectural methods to approach the comparison between corals and plants. It has shown here, beyond simple likeness observed for a long time between these two groups, several growth patterns actually in common : 1) production of axes and ramified axes systems ; 2) organisation of these axes in identical or partially identical architectural models ; 3) reiteration of the architectural model, after a trauma, or in the normal course of the growth ; 4) physiognomic variations correlated with fluctuations of environmental parameters. The architectural methods have proved being well adapted to the study of axes systems in general, and could be extended to the others fixed colonial invertebrates groups.

J.-M. DAUGET, *Laboratoire de Botanique, Institut de Botanique, 163, rue Auguste-Broussonnet, 34000 Montpellier, France.*
Adresse actuelle : Mission française de Coopération, BP 1616, Yaoundé, Cameroun.

INTRODUCTION

Une des méthodes les plus efficaces pour aborder l'étude des formes vivantes est la comparaison des formes entre elles, ainsi qu'ont pu le faire d'ARCY THOMPSON (1917), THOM (1972), STEVENS (1974). Il s'agit d'une approche de la forme au sens large, peu souvent abordée. Certaines formes dans la nature semblent plus fréquentes que d'autres, ou encore paraissent se manifester indépendamment de leur appartenance au monde animal ou végétal. Plus récemment, HALLÉ (1979) souligne l'existence, au niveau de la forme globale, d'un clivage qui passe non pas entre animaux et végétaux, mais entre formes vivantes libres et formes vivantes fixées. C'est dans le but d'apporter des éléments de réflexion dans ce domaine que nous avons tenté cette comparaison entre l'architecture des coraux et celle des végétaux. Les naturalistes

et les chercheurs ont de tout temps constaté les convergences physiologiques remarquables entre les coraux et les végétaux (WOOD JONES, 1907 ; KAWAGUTI, 1937 ; LABOREL, 1969 ; CHEVALIER, 1972 ; HALLÉ, 1979 ; ROSEN, 1986). Cependant, la comparaison entre ces deux groupes s'est jusqu'à présent trouvée limitée au stade des simples « ressemblances », en raison de l'absence d'une méthode d'analyse commune qui permette de décrire avec les mêmes termes la structure d'un corail et celle d'un organisme végétal. Une comparaison plus approfondie entre coraux et végétaux est rendue possible par l'application récente aux coraux (DAUGET, 1985, 1986, 1991a, b, c) des méthodes architecturales utilisées en botanique tropicale (HALLÉ et OLDEMAN, 1970 ; OLDEMAN, 1974 ; HALLÉ *et al.* 1978). Nous aborderons successivement l'axe lui-même, les modes de croissance, et la réponse des organismes à l'action du milieu.

L'AXE

Le niveau d'analyse choisi dans cette étude est celui de l'axe visible extérieurement, indépendamment de son mode de construction. Ce choix présente l'intérêt de nous permettre d'aborder l'étude des formes rencontrées, coraux et végétaux, en utilisant les mêmes méthodes et la même terminologie. Nous désignons par « axe » la structure concrète, de construction animale ou végétale, qui matérialise l'axe virtuel.

Le mode de construction de l'axe

L'axe, chez les coraux comme chez les végétaux, peut être construit de plusieurs façons différentes, ce qui ne modifie en rien sa structure de base. Nous avons essayé de caractériser celle-ci à partir de la comparaison entre le rameau d'*Acropora* et le rameau feuillé des Dicotylédones arborescentes (fig. 1). Le schéma de la figure 1A, traduit la structure fondamentale de l'axe. Celui-ci présente une partie basale fixe et une partie apicale en croissance qui assure son élongation. Son diamètre s'accroît de l'apex vers la base en raison de l'accumulation progressive de matière sur ses flancs. Chez les Dicotylédones arborescentes, l'élongation de l'axe est assurée par le méristème apical et la croissance en épaisseur par le cambium (fig. 1B). Chez les *Acropora* l'élongation de l'axe est assurée par le polype apical et sa croissance en épaisseur par les polypes latéraux et le cœnosarque (tissus situés entre les polypes) (fig. 1C).

Dans certains cas, l'axe ne présente pas de croissance en épaisseur, sa largeur est alors constante. La figure 2 compare la croissance de l'axe avec, puis sans croissance en épaisseur. Dans le premier cas, les parties les plus anciennes sont les plus internes ; elles sont progressivement enfouies au centre de l'axe. Dans le second, les parties les plus anciennes sont les plus proches du point de fixation. Les axes sans croissance en épaisseur sont les moins répandus. Ils sont en général dépourvus de formations latérales génératrices (cambium ou cœnosarque). On les trouve notamment chez les Monocotylédones arborescentes (palmier à huile, cocotier) et chez certains coraux du type *Euphyllia*, *Lobophyllia* dont les parties basales sont progressivement dénudées de leurs tissus vivants.

L'axe chez les coraux peut être construit par un polype unique localisé à son extrémité, comme chez *Lobophyllia*, *Euphyllia*, ou bien par un grand nombre de polypes. Il constitue dans ce

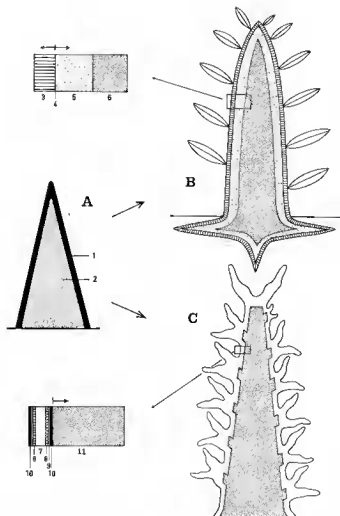


FIG. 1. — L'axe : A, structure fondamentale ; B, l'axe chez les Dicotylédones arborescentes (à partir de OLDEMAN, 1974, modifié) ; C, l'axe chez les coraux, ex. *Acropora*.

1, tissus vivants périphériques ; 2, matériaux de charpente ; 3, « écorce » ; 4, cambium, produisant du bois vers l'intérieur ; 5, bois vivant, 6, bois mort ; 7, cavité gastrique ; 8, endoderme contenant les zooxanthelles symbiotiques ; 9, mésogée ; 10, ectoderme produisant le calcaire vers l'intérieur ; 11, squelette calcaire.

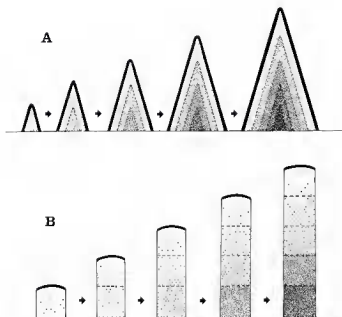


FIG. 2. — Représentation schématique de la croissance de l'axe : A, avec croissance en épaisseur ; B, sans croissance en épaisseur.

En noir : tissus vivants. Pointillés : matériaux de charpente. Les parties les plus sombres sont les plus anciennes.

dernier cas une « superstructure » formée de l'agencement de nombreux axes, ou « modules » (ROSEN, 1986 ; ROSEN and DAUGET, 1986). Ceux-ci sont matérialisés par les productions squelettiques de chaque polype et sont visibles seulement sur des coupes pratiquées dans le squelette. L'apex peut être constitué de polypes contigus, ex. *Stylophora pistillata* Esper, ou bien uniquement de cœnosarque, ex. *Montipora ramosa* Bernard. Les algues également fournissent de nombreux exemples d'axes complexes, formés par la juxtaposition d'axes élémentaires.

Les fusions d'axes

Un des phénomènes les plus spectaculaires et les plus fréquents dans la croissance des coraux est l'existence de fusions d'axes au sein des colonies. On l'observe chez la plupart des espèces lorsque deux axes établissant un contact à l'intérieur d'un même polypier fusionnent entre eux, ce qui a pour effet de renforcer considérablement les structures en formation. Les fusions sont particulièrement abondantes chez certaines espèces, ex. : les tables d'*Acropora* (*Acropora*) *hyacinthus* (Dana), et les buissons de *Seriatopora hystrix* Dana. Chez les végétaux, les fusions d'axes sont moins communément répandues. Elles apparaissent cependant dans

certains groupes, notamment les algues calcaires, et dans certains *Ficus*, ou figuiers « étrangleurs », fréquents en région tropicale. Chez ces derniers, les racines aériennes, qui descendent le long du tronc de l'arbre portant le *Ficus* fusionnent entre elles lorsqu'elles se touchent, pour former un réseau dense dont les mailles seront comblées progressivement par la croissance en épaisseur.

LES MODES DE CROISSANCE

L'exploitation du milieu ambiant est liée à la présence sur l'axe de structures permettant l'assimilation (feuilles ou polypes). La disposition de ces dernières dans l'espace pour capter l'énergie incidente (lumière ou plancton) revêt par conséquent une grande importance.

Lien avec la lumière par l'intermédiaire des zooxanthelles

Les coraux récifaux renferment dans leur endoderme des algues unicellulaires symbiotiques, les zooxanthelles, avec lesquelles ils vivent en symbiose et qui jouent un rôle important dans leur métabolisme. Les zooxanthelles constituent une part non négligeable de la biomasse du corail, puisqu'elles peuvent représenter 40 à 60 % de celle-ci (MUSCATINE et CERNICHIARI, 1969). Elles contribuent aux besoins énergétiques de la colonie en libérant de l'oxygène et des produits photosynthétiques qui sont utilisés par le corail. Ces derniers sont principalement des lipides, des acides aminés, du glycérol et du glucose (MUSCATINE et CERNICHIARI, 1969 ; SCHMITZ et KREMER, 1977). En retour, le polype produit des déchets sous forme de composés azotés (ammoniaque) et phosphorés (phosphates) qui transitent vers les zooxanthelles et sont utilisés en partie par celles-ci (YONGE et NICHOLLS, 1931 ; LEWIS, 1977). Les coraux qui possèdent des algues symbiotiques ont un taux de calcification beaucoup plus élevé à la lumière qu'à l'ombre (KAWAGUTI and SAKUMOTO, 1948). Les produits de la photosynthèse des zooxanthelles (lipides, glycérol et glucose) migrent le long des axes coralliens et accélèrent considérablement leur croissance, ex. *Acropora cervicornis* (PEARSE and MUSCATINE, 1971). Les coraux qui ne possèdent pas de zooxanthelles, dits « ahermatypiques », ont une vitesse de croissance faible et ne construisent pas de récifs coralliens. Lors de perturbations écologiques, les coraux récifaux peuvent expulser massivement leurs zooxanthelles ; c'est ce qu'on appelle le « blanchissement » des coraux. La fréquence de ce phénomène augmente de par le monde depuis une dizaine d'années. La principale cause du blanchissement semble être une élévation anormale de la température de l'eau (FAURE *et al.*, 1984 ; HOEKSEMA, 1991 ; SALVAT, 1992).

L'orientation de croissance

L'orthotropie et la plagiotropie sont des notions utilisées à l'origine en botanique : un axe orthotrope est un axe à croissance verticale, et un axe plagiotrope se développe horizontalement. Il existe des cas intermédiaires entre l'orthotropie stricte et la plagiotropie stricte (ROUX,

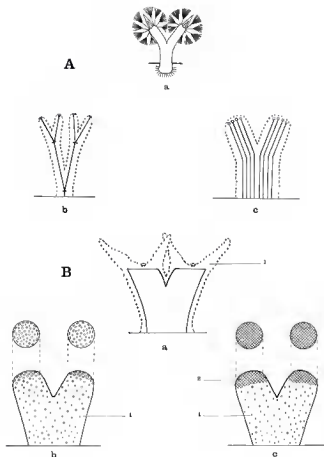


FIG. 3. — Quelques exemples de ramification apicale : A, chez les végétaux : a, par division du méristème apical : *Nannorrhops ritchiana* (Griffith) Aitchison (Palmier), (d'après HALLÉ *et al.*, 1978) ; b, par division d'une cellule apicale : *Dietyota dichotoma* Lamx (Algue), (d'après BUGNON, 1968, simplifié) ; c, répartition de files cellulaires en deux faisceaux : *Jania rubens* (Linné) Lamouroux (Algue), (d'après BUGNON, 1968, simplifié) ; B : chez les coraux : a, par division du polype apical : *Lobophyllia corymbosa* (Forskål) ; b, par ralentissement de la croissance des polypes situés dans la zone médiane de l'apex : *Porites* sp. ; c, par ralentissement de la production de squelette par le coenosarque situé dans la zone médiane de l'apex : *Montipora ramosa* Bernard (1, polypes ; 2, coenosarque).

1968; EDELIN, 1977, 1984). Ces deux notions traduisent en effet plus une potentialité de croissance qu'une disposition dans l'espace rigoureusement verticale ou horizontale. Dans le cas de l'orthotropie, l'orientation de l'axe par rapport à la verticale résulte d'un compromis entre ses potentialités orthotropes et sa localisation topographique à l'intérieur de la cime. C'est en général l'extrémité de l'axe qui indique la potentialité orthotrope. Les notions de plagiotropie et d'orthotropie ont été appliquées aux coraux (DAUGET, 1986, 1991a). On trouve des structures à croissance orthotrope : axes d'*Acropora* (*Acropora*) *formosa* (Dana), lames de *Millepora platyphylla* Hemprich et Ehrenberg, et à croissance plagiotrope : tables d'*Acropora hyacinthus*. Une modification expérimentale de cette orientation se traduit par un rétablissement de l'orientation de croissance initiale (DAUGET, 1985). Orthotropie et plagiotropie sont également associées à des notions de symétrie. La plagiotropie est liée à la dorsiventralité et l'orthotropie à la symétrie axiale. La dorsiventralité de l'axe végétal se traduit par une disposition des feuilles dans un plan, soit directement dans le cas d'une phyllotaxie distique, soit par torsion des pétioles dans les cas d'une phyllotaxie spiralée. Celle de l'axe corallien résulte d'un développement plus important en nombre des polypes situés à sa partie supérieure, ex. *Acropora* (*Acropora*) *florida* (Dana).

Ramification apicale et latérale

L'axe peut se ramifier apicalement ou latéralement. La ramification apicale résulte d'une division de l'apex. Dans le monde végétal elle est répandue surtout chez les algues et se rencontre assez peu chez les plantes supérieures. On la trouve communément chez les coraux où elle peut se manifester quelle que soit la nature de la zone apicale (un polype unique, de nombreux polypes ou du cénosarque). La figure 3 montre des exemples de ramification apicale chez les coraux et chez les végétaux, avec dans chaque groupe des apex de natures différentes. La ramification latérale provient du développement de nouveaux axes sur les côtés de l'axe porteur. Elle constitue le cas le plus fréquent chez les plantes supérieures. Chez les coraux on la trouve seulement dans certains genres (*Anacropora*, *Dendrophyllia*), et particulièrement chez les *Acropora* où elle survient par transformation d'un polype latéral en un nouveau polype apical.

Plagiotropie par apposition et orthotropie complexe

Deux types de ramification conduisent à la formation de structures horizontales à partir d'axes totalement ou partiellement orthotropes : l'orthotropie complexe et la plagiotropie par apposition. Dans le cas de l'orthotropie complexe, l'organisme produit des axes orthotropes qui se ramifient principalement dans la partie convexe de leur courbure (fig. 4 A). La plagiotropie par apposition conduit à la formation d'étages par l'apposition d'axes à structure mixte constitués d'une partie basale plagiotrope et d'une partie apicale orthotrope. Décrite à l'origine chez les arbres par CORNER (1952), la plagiotropie par apposition, ou « terminalia-branching », s'observe chez les *Acropora* (DAUGET, 1985, 1991a), ex. *Acropora hyacinthus* (fig. 4 B).

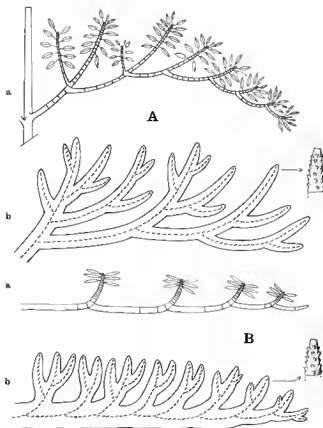


FIG. 4. — Deux modes de construction de structures à développement horizontal : A, orthotropie complexe : a, chez les arbres (d'après HALLÉ *et al.*, 1978) ; b, chez les coraux, ex. *Acropora* sp. B, plagiotropie par apposition : a, chez *Terminalia catappa* L. (d'après HALLÉ *et al.*, 1978) ; b, chez *Acropora hyacinthus* (Dana, 1846), (d'après DAUGET, 1991a, modifié).

Le modèle architectural

La notion de modèle s'est dégagée initialement de l'étude architecturale des arbres tropicaux (HALLÉ et OLDEMAN, 1970), et a ensuite été appliquée aux coraux (DAUGET, 1986, 1991a). Le modèle architectural regroupe les principales règles de croissance présidant à la construction de l'organisme. La combinaison des caractères architecturaux (axes ramifiés ou non ramifiés, ramification apicale ou latérale, axes plagiotropes ou orthotropes, ramification rythmique ou continue) a permis de reconnaître vingt-trois modèles architecturaux chez les arbres. Pour l'instant, seulement quatre modèles ont été décrits chez les coraux (CORNER, SHOUTE, ATTIMS, WOOD JONES), qui correspondent tous à des modèles ou des fractions de modèles d'arbres (fig. 5). Le modèle de CORNER se caractérise par la présence d'un seul axe non ramifié. On le trouve chez

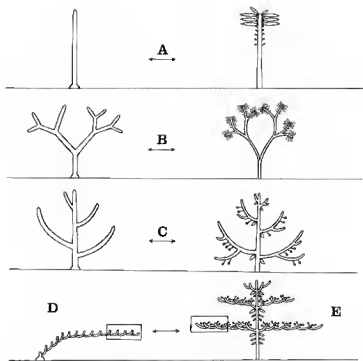


FIG. 5. — Les modèles architecturaux : à gauche chez les coraux, (d'après DAUGET, 1991a), à droite chez les arbres (d'après HALLÉ *et al.*, 1978). A, modèle de CORNER ; B, modèle de SCHOUTE ; C, modèle d'ATTIMS ; D, modèle de WOOD JONES ; E, modèle d'AUBREVILLE.

de nombreuses espèces de palmiers, ex. *Cocos nucifera* L., *Borassus aethiopum* Mart, et chez les coraux constitués d'un polype unique, ex. *Fungia echinata* (Pallas). La principale caractéristique du modèle de SCHOUTE est sa ramification apicale. Il est fréquent chez les algues, ex. *Sebdenia dichotoma* Berthold. On ne le trouve chez les plantes supérieures que dans quelques cas exceptionnels, ex. *Nypa fructicans* Van Wurm (Palmier), d'après TOMLINSON (1971), et *Mammillaria perbella* Hildman (Cactaceae), d'après BOKE (1976). En revanche, ce modèle semble l'un des plus répandus chez les coraux récifaux, ex. *Stylophora pistillata* Esper, *Millepora dichotoma* (Forskål). Dans le modèle d'ATTIMS, tous les axes sont orthotropes, la ramification est latérale et « diffuse », c'est-à-dire répartie sur les axes porteurs de telle sorte que l'on ne distingue pas de rythmicité. Ce modèle s'observe relativement peu souvent chez les arbres ; il apparaît surtout dans les régions tropicales, notamment dans les mangroves, ex. *Rhizophora racemosa* Meyer (Rhizophoraceae). Chez les coraux, on le trouve fréquemment chez les *Acropora* dits « buissonnants » ex. *Acropora formosa*. Le modèle de WOOD JONES se présente sous la forme d'étages plagiotropes constitués par l'apposition d'axes mixtes comportant une partie basale plagiotrope et une partie apicale orthotrope (plagiotropie par apposition). Il correspond à un étage du modèle végétal d'AUBREVILLE que l'on trouve chez de nombreuses espèces d'arbres, ex. *Terminalia catappa* L. (Combretaceae). Ce modèle n'a été

signalé pour l'instant (DAUGET, 1991a) que chez les *Acropora* qui forment des structures « en table » de faible épaisseur, ex. *Acropora hyacinthus*, *A. (Acropora) cytherea* (Dana).

La réitération du modèle

Dans certains cas la connaissance du modèle architectural d'un arbre ou d'une colonie corallienne ne suffit pas à expliquer en totalité sa structure. De nouvelles formations, les complexes réitérés, se développent sur l'organisme en croissance répétant, ou réitérant le modèle. La réitération a été décrite initialement chez les arbres par OLDEMAN (1974), puis appliquée aux coraux (DAUGET, 1985). Elle se présente sous deux formes : « traumatique » et « adaptative ». La réitération traumatique survient après un traumatisme subit par l'organisme, comme une inclinaison par rapport à l'orientation de croissance initiale (fig. 6). La réitération

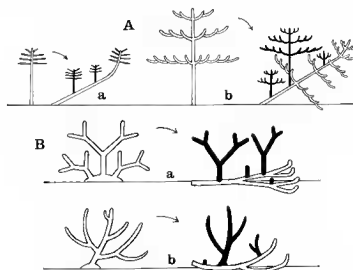


FIG. 6. — La réitération traumatique : A, chez les arbres : a, *Araucaria bernieri* (d'après VEILLON, 1980) ; b, *Terminalia* sp. (d'après HALLÉ *et al.*, 1978) ; B, chez les coraux : a, *Porites* sp. (d'après DAUGET, 1991a) ; b, *Acropora formosa* (d'après DAUGET, 1985).

adaptative se manifeste dans le cours normal du développement de l'organisme, sans traumatisme extérieur. Elle a été décrite à l'origine chez les végétaux (HALLÉ *et al.*, 1978), et mise en évidence plus récemment chez les coraux (DAUGET, 1991b, c). Elle intervient pour une part importante dans la construction des cimes des grands arbres et permet d'aborder l'étude des colonies coralliennes complexes (fig. 7).

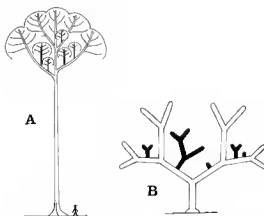


FIG. 7. — La réitération adaptative : A, chez les arbres, ex. *Schorea leprosula* Micq. (d'après EDELIN, 1984) ; B, chez les coraux, ex. *Porites* sp. (d'après DAUGET, 1991b) ($h = 10$ cm).

L'ACTION DU MILIEU

Les variations physionomiques liées aux fluctuations des facteurs de l'environnement constituent un phénomène répandu et connu depuis longtemps chez les végétaux. Ces variations peuvent être dues à de nombreux facteurs, notamment le vent, la lumière incidente, l'eau disponible ou la nature du sol. Au sein d'une même espèce d'arbre, les individus de pleine lumière sont plus courts et plus densément ramifiés que ceux de milieu ombragé (fig. 8). En lisière, les parties les plus éclairées des individus sont plus développées que les parties ombragées. En milieu très venté, le tronc et les branches des arbres tendent à s'orienter dans le sens du vent dominant. Chez les coraux des variations de même type ont été observées depuis une trentaine d'années. Les variations morphologiques des colonies liées à l'environnement

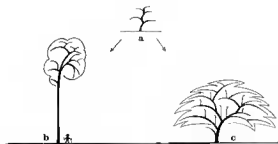


FIG. 8. — Exemple de variations physionomiques liées au milieu chez *Muntingia calabura* L. (Tiliaceae) (d'après HALLÉ, 1978) : a, modèle architectural (TROLL) ; b, arbre en forêt ; c, arbre en milieu ouvert.

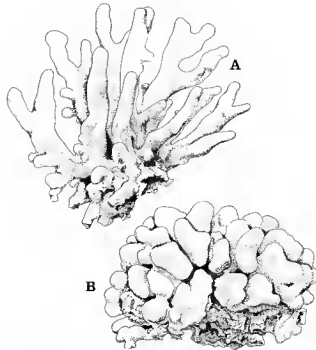


FIG. 9. — Variations physiologiques liées au milieu chez les coraux. ex. : *Stylophora pistillata* (d'après VERON and PICHON, 1976; dessins S. MONNIER). A, forme de milieu abrité ; B, forme milieu battu (h = 8 à 12 cm).

sont regroupées sous le terme d'écormorphoses (LABOREL, 1969). Les colonies de milieu battu ont généralement des axes plus courts et plus épais que celles de milieu abrité (ex. fig. 9). Chez *Montastrea annularis* (Ellis and Solander), la diminution de la quantité de lumière incidente provoque l'apparition de formes foliacées (GRAUS and MACINTYRE, 1982). Chez *Acropora cervicornis* (Lamarck) les axes tendent à se développer dans le sens du courant dominant (BOTTIER, 1980). Un essai d'application des méthodes architecturales à l'étude des écormorphoses (DAUGET, 1991c) a permis de mettre en évidence des variations du nombre de complexes réitérés adaptatifs au sein des colonies de *Seriatopora hystrix*, en relation avec les modes abrité ou battu.

CONCLUSION

Les naturalistes et les chercheurs ont souvent constaté que les coraux évoquaient des formes végétales. Cependant, la comparaison entre la forme des coraux et celle des végétaux n'avait jamais fait directement l'objet d'un travail. Dans le cadre d'une réflexion d'ordre général sur la forme des organismes vivants et dans le but de tenter de déterminer sur quels éléments reposent les convergences physiologiques observées entre les coraux et les végétaux,

nous avons choisi un niveau d'analyse compatible avec ces deux groupes. Nous avons pris comme élément fondamental l'axe, et appliqué aux coraux les méthodes de l'analyse architecturale. Cette étude nous a permis de montrer que les convergences physiologiques entre les coraux et les végétaux vont bien au-delà des simples ressemblances, et résultent d'un certain nombre de modes de croissance communs : 1) la production d'axes et de systèmes d'axes ramifiés ; 2) l'organisation de ces derniers suivant des modèles de croissance ; 3) la répétition du modèle architectural, soit à la suite d'un traumatisme, soit dans le cours normal de la croissance ; 4) l'existence de variations physiologiques quantitatives (longueur et diamètre des axes, densité de la ramification) liées aux fluctuations du milieu.

Les méthodes architecturales apparaissent bien adaptées à l'étude des systèmes d'axes en général, qu'il soient terrestres ou marins, de nature animale ou végétale. Elles s'appliquent aux gorgones (DAUGET, 1992), et pourraient être utilisées avec profit dans l'étude d'autres groupes d'invertébrés coloniaux marins fixés (Hydres, Antipathaires, Spongiaires, Bryozoaires).

Remerciements

Nous remercions F. HALLÉ, C. EDELIN, E. TORQUEBAU et tous les membres du Laboratoire de Botanique de l'Institut de Botanique de Montpellier pour les nombreuses discussions sur la forme des organismes fixés. Nos remerciements vont également à S. MONNIER pour son aide dans la reproduction des dessins.

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- BOKE, N. H., 1976. — The dichotomous branching in *Mammillaria*. *Am. J. Bot.*, **44** : 888-896.
- BOTTIER, D. J., 1980. — Branching morphology of the reef coral *Acropora cervicornis* in different hydraulic regimes. *J. Paleont.*, **54** : 1102-1107.
- BUGNON, F., 1968. — La notion de dichotomie. Essai d'analyse sur l'exemple des algues. *Bull. Soc. Fr. Mém.*, **115** : 149-155.
- CORNER, E. J. H., 1952. — Wayside trees of Malaya. The Government Printer, Singapore : 772 p.
- CHEVALIER J.-P., 1972. — Coraux. *Encyclopédie Alpha*, **48** : 943-959.
- DAUGET, J.-M., 1985. — La réaction aux traumatismes : comparaison entre les arbres et les coraux. *Rev. Ecol. (Terre et Vie)*, **40** : 113-118.
- 1986. — Application des méthodes architecturales aux coraux. Quelques traits communs aux formes vivantes fixées. Doctorat, Université des Sciences et Techniques du Languedoc, Montpellier : 245 p.
- 1991a. — Application of tree architectural models to reef-coral growth forms. *Mar. Biol.*, **106** : 157-165.
- 1991b. — La répétition adaptative, un nouvel aspect de la croissance de certains Scléractiniaires récifaux. Exemple chez *Porites* sp., cf. *cylindrica* Dana. *C. r. Acad. Sci., Paris*, sér. III, **313** : 45-49.
- 1991c. — Approche architecturale des écomorphoses chez *Seriatopora hystrix* (Cnidaria : Scleractinia). *Bull. Mus. natl. Hist. nat.*, Paris, 4^e sér., **13**, section A, (3-4) : 283-288.
- 1992. — Effets d'un changement d'orientation de la colonie sur la morphologie de *Isis hippuris* Linné, 1758 (Gorgonacea) : note préliminaire. *Bull. Soc. Zool. Fr.*, **117** : 375-382.

- EDELIN, C., 1977. — Images de l'architecture des conifères. Doctorat de 3^e cycle, Université des Sciences et Techniques du Languedoc, Montpellier : 255 p.
- 1984. — L'architecture monopodiale : l'exemple de quelques arbres d'Asie tropicale. Doctorat d'état, Université des Sciences et Techniques du Languedoc, Montpellier : 258 p.
- FAURE, G., M. GUILLAUME, C. PAYRI, B. A. THOMASSIN, M. VAN PRAËT, et P. VASSEUR, 1984. — Sur un phénomène remarquable de blanchiment et de mortalité massive des madréporaires dans le complexe récifal de l'île Mayotte (SW Océan Indien). *C. r. Acad. Sci., Paris*, sér. III, 299 (15) : 637-642.
- GRAUS, R. R., and I. G. MACINTYRE, 1982. — Variation in growth forms of the reef coral : *Montastrea annularis* (Ellis and Solander) : a quantitative evaluation of growth response to light distribution using computer simulation. *Smithson. Contr. mar. Sci.*, 12 : 441-464.
- HALLÉ, F., 1978. — Architectural variation at specific level of tropical tree. In : Tropical trees as living systems. (P. B. TOMLINSON et M. H. ZIMMERMANN, eds), Cambridge Univ. : 209-221.
- 1979. — Les modèles architecturaux chez les arbres tropicaux ; une approche graphique. Actes du colloque « Elaboration et justification des modèles. Applications en biologie ». (P. DELATTRE et M. THELLIER). Paris, Maloine, II : 537-550.
- HALLÉ, F., et R. A. A. OLDEMAN, 1970. — Essai sur l'architecture et la dynamique de croissance des arbres tropicaux. Paris, Masson : 178 p.
- HALLÉ, F., R. A. A. OLDEMAN and P. B. TOMLINSON, 1978. — Tropical trees and forests. An architectural analysis. Berlin, Springer-Verlag : 441 p.
- HOEKSEMA, B., 1991. — Control of bleaching in mushroom coral populations (Scleractinia : Fungiidae) in the Java Sea : stress tolerance and interference by life history strategy. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 74 : 22-237.
- KAWAGUTTI, S., 1937. — On the physiology of reef corals. III. Regeneration and phototropism in reef corals. *Palao trop. biol. Stat. Stud.*, 12 : 209-216.
- KAWAGUTI, S., and D. SAKUMOTO, 1948. — The effect of light on the calcium deposition of corals. *Bull. oceanog. Inst. Taiwan*, 4 : 65-70.
- LABOREL, J., 1969. — Madréporaires et Hydrocoralliaires récifaux des côtes brésiliennes. *Résult. scient. Camp. Calypso*, 9 : 171-228.
- LEWIS, J. B., 1977. — Processes of organic production on coral reefs. *Biol. Rev.*, 52 : 306-347.
- MUSCATINE, L., and E. CERNICHIARI, 1969. — Assimilation of photosynthetic products of zooxanthellae by a reef coral. *Biol. Bull.*, 137 : 506-523.
- OLDEMAN, R. A. A., 1974. — L'architecture de la Forêt guyanaise. *Mém. ORSTOM*, Paris, 73 : 204 p.
- PEARSE, V. B., and L. MUSCATINE, 1971. — Role of symbiotic algae (zooxanthellae) in coral calcification. *Biol. Bull. mar. biol. Lab.*, 141 : 350-363.
- ROSEN, B. R., 1986. — Modular growth and form of corals : a matter of metamers ? *Phil. Trans. R. Soc., Lond.*, B, 313 : 115-142.
- ROSEN, B. R., and J.-M. DAUGET, 1986. — Modules and axes : a rational approach to coral growth and form. *Annual Meet. Int. Soc. for Reef Stud.*, Marburg, 11-14 December. Abstr. booklet, p. 41.
- ROUX, J., 1968. — Sur le comportement des axes aériens chez quelques plantes à rameaux végétatifs polymorphes. Le concept de rameau plagiotrope. *Ann. Sc. nat., Bot.*, 9 : 109-256.
- SALVAT, B., 1992. — Blanchissement et mortalité des scléractiniaires sur les récifs de Moorea (archipel de la Société) en 1991. *C. r. Acad. Sci., Paris*, sér. III, 314 : 105-111.
- SCHMITZ, K., and B. P. KREMER, 1977. — Carbone fixation and analysis of assimilates in a coral Dinoflagellate symbiosis. *Mar. Biol.*, 42 : 305-313.
- TOMLINSON, P. B., 1971. — The shoot apex and its dichotomous branching in the *Nypa* palm. *Ann. Bot., London*, 35 : 865-879.

- VEILLON, J. M., 1980. — Architecture des espèces néo-calédoniennes du genre *Araucaria*. *Candollea*, **35** : 609-640.
- VERON, J. E. N., and M. PICHON, 1976. — Scleractinia of Eastern Australia. Part I. *Monograph. Ser. Aust. Inst. mar. Sci.*, **1** : 1-86.
- WOOD JONES, F., 1907. — On the growth-forms and supposed species in corals. *Proc. zool. Soc., Lond.*, **2** : 518-556.
- YONGE, C. M., and A. G. NICHOLLS, 1931. — Studies on the physiology of corals. Great Barrier Reef Expedit. 1928-29. *Scient. Rep.*, **1** (Part V) : 177-211.